Endymion vincentinus *(Hoffm. et Link)*.
Remarques sur la phylogénie du genre Endymion,

par M. Pierre Chouard.

Localité et conditions de vie. — La Scille du Cap Saint-Vincent, une des raretés les plus recherchées du Portugal, est cantonnée sur ce célèbre promontoire, poste avancé de l'Europe au S.-W. dans l'Atlantique. C'est un plateau calcaire, prolongé en arrière par quelques collines, constamment balayé par un vent violent. Aucun arbre dans le paysage, à peine, autour du village de Sagres, quelques figuiers absolument aplatis sur le sol. La végétation est cependant très abondante, mais constituée par de nombreuses endémiques spéciales au midi du Portugal, ou même au territoire du Cap Saint-Vincent. Toutes les plantes ligneuses affectent des formes en buissons denses, hémisphériques, à peine élevés de 50 cm. C'est parmi les boules épineuses d'Ajoncs endémiques et de Genêts, sur des dépressions de terre rougeâtre plus ou moins décalcifiée, que se rencontre la Scille du Cap Saint-Vincent. Je dois à l'obligeance du Professeur Palhinha, de Lisbonne, si accueillant pour les botanistes français, d'avoir pu la récolter, en fruits, le 17 avril 1931. Reçue par M. le Professeur D. Bois dans le service de culture du Muséum, elle y a fleuri en mars-avril 1932.

Espèce contestée. — Les auteurs portugais (1) l'appellent souvent *Scilla vicentina*, altération du nom « *vincentina* » qui lui fut donné par Hoffannsegg et Link (2), en 1803, après l'avoir découverte dans leur voyage de 1797. M. G. Sampaio (3) n'en fait qu'une variété de *Scilla italica* L. Enfin, depuis J.-G. Baker (4) tous les auteurs réunissent sous la même dénomination l'espèce du Cap Saint-Vincent et une Scille de Tanger nommé « *mauritanica* » par Schousboe (5) en 1800, de sorte que, selon les règles de la nomenclature, le nom de « *vincentina* » disparaît.

(1) Cf. Coutinho (Ant. X.-P.) : *A Flora de Portugal.* Paris-Lisboa, 1913, p. 136.
(2) *Der Gesells. naturf. Freunde zu Berlin neue Schriften*, IV, 1803; et *Ann. of Bot.* (London), 1805, p. 102.
(3) *Lista das especies repres. no herb. português. Univ. do Porto*, 1913, p. 30; etc.
(4) Cf. *The Journ. of the Linn. Soc. Bot.*, XI, p. 34.
(5) *Iagttagelser over Vextriget i Marokko.* Kjöbenhaven, 1800, p. 168-169.

Dans ma thèse sur les Scillées (6) j'avais réuni dans le genre *Endymion* revisé les anciennes *Scilla italica* L. et *lingulata* Poir., après observation sur le vivant. J'y incorporai également *Scilla vincentina* sous bénéfice d'inventaire. Les observations faites depuis lors au Cap Saint-Vincent et sur la plante vivante confirment ce rattachement et permettent d'établir qu' « *Endymion* » *vincentinus* est une espèce distincte de toute autre.

DISTINCTION D'*ENDYMION VINCENTINUS* ET D'*E.* (*SCILLA*) *ITALICUS* (*L.*). — Toutes les flores ayant copié la diagnose d'Hoffmannsegg et Link disent que le pollen d'*E.* (*Scilla*) *vincentinus* est *jaune*, tandis qu'il est bleu chez *E. italicus*. Cette observation est inexacte : le pollen d'*E. vincentinus* n'est jaune que dans les anthères immatures; à maturité il est bleu verdâtre et celui d'*E. italicus* bleu cendré. S'il n'y avait que cette différence, la réunion de ces deux espèces, la première comme variété de la seconde, serait légitime. Mais l'observation détaillée sur le vivant permet de saisir une multitude de différences dont voici le tableau résumé :

E. vincentinus.	*E. italicus.*
3 *feuilles* au plus, fermes, couchées, redressées à la pointe, élargies au 1/3 inférieur, longuement effilées en pointe avec un long mucron plein.	5 à 7 *feuilles*, molles, dressées, retombantes, linéaires, brusquement atténuées, presque sans mucron terminal.
Hampe dépourvue d'anthocyane.	*Hampe* légèrement colorée à la base et fortement teintée dans l'inflorescence.
Bractées faiblement teintées de bleu, ou incolores; < pédicelles.	*Bractées* fortement teintées de bleu; les plus grandes > pédicelles.
Inflorescence à 3-5 fleurs espacées en corymbe raide.	*Inflorescence* à 10-30 fleurs en grappe dense, conique.
Périanthe bleu foncé (*in situ*, pâlit parfois en culture), un peu connivent-campanulé à la base, à segments grands, lancéolés, obtus, cucullés, distinctement insérés par une partie rétrécie en onglet.	*Périanthe* bleu cendré (sauf variétés) parfaitement étalé en étoile, à segments petits, elliptiques, obtus, non ou peu cucullés, sans onglet.
Étamines insérées vers le 1/4 ou le 1/5 inférieur des segments; à pollen bleu verdâtre.	*Étamines* insérées absolument à la base des segments; à pollen bleu cendré.
Ovaire oblong à maturité, à valves terminées par des pointes aiguës (restes du style), 6 ovules et souvent 6 graines par loge; graines petites, presque lisses.	*Ovaire* subsphérique à maturité, à valves obtuses, au maximum 4 ovules par loge, le plus souvent 2; et 2 graines grosses, chagrinées, un peu côtelées.

La comparaison des figures 1 et 2 fait ressortir la plupart de ces différences.

(6) Thèse, Paris, 1930; et *Ann. Sc. Nat., Bot.*, s. 10, t. XIII. p. 283 et 287.

DISTINCTION D'*E. VINCENTINUS* ET D'*E.* (*SCILLA*) *MAURITANICUS* (*SCHOUSB*). — Je crois que c'est J.-G. Baker qui a réuni en synony-

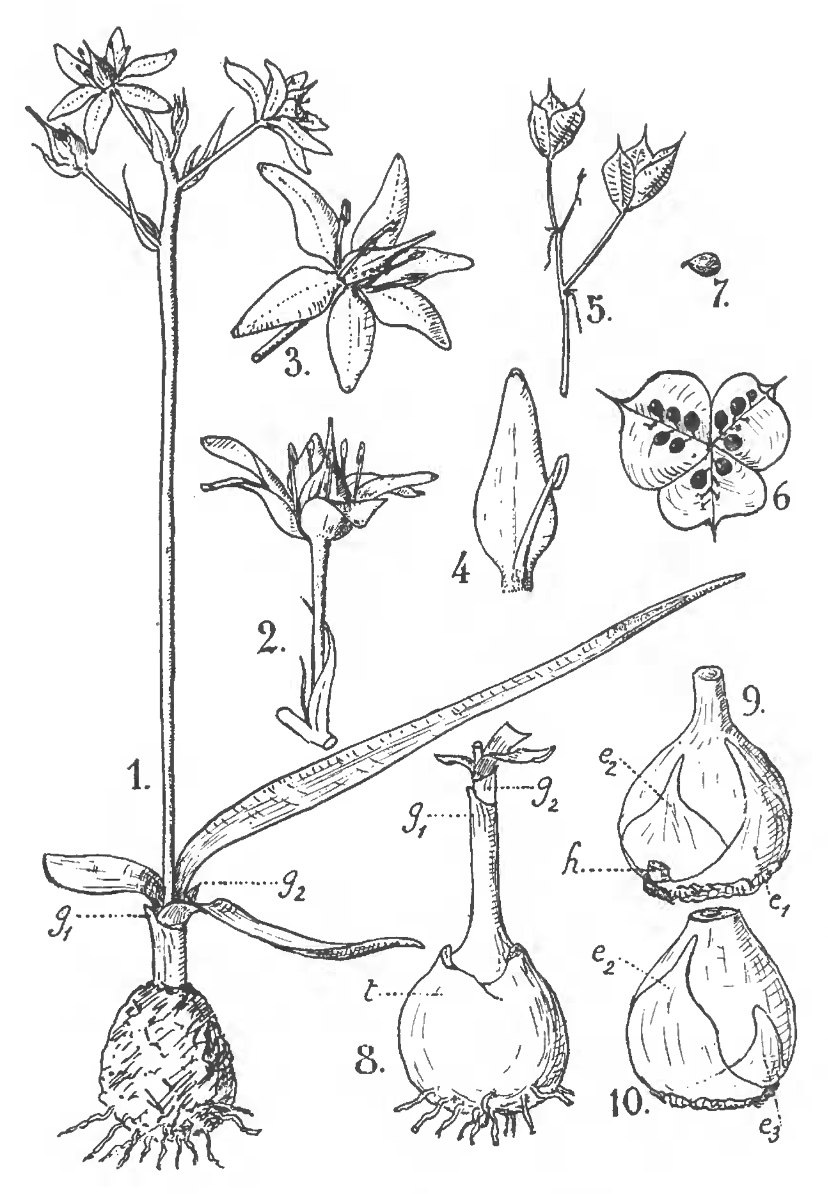
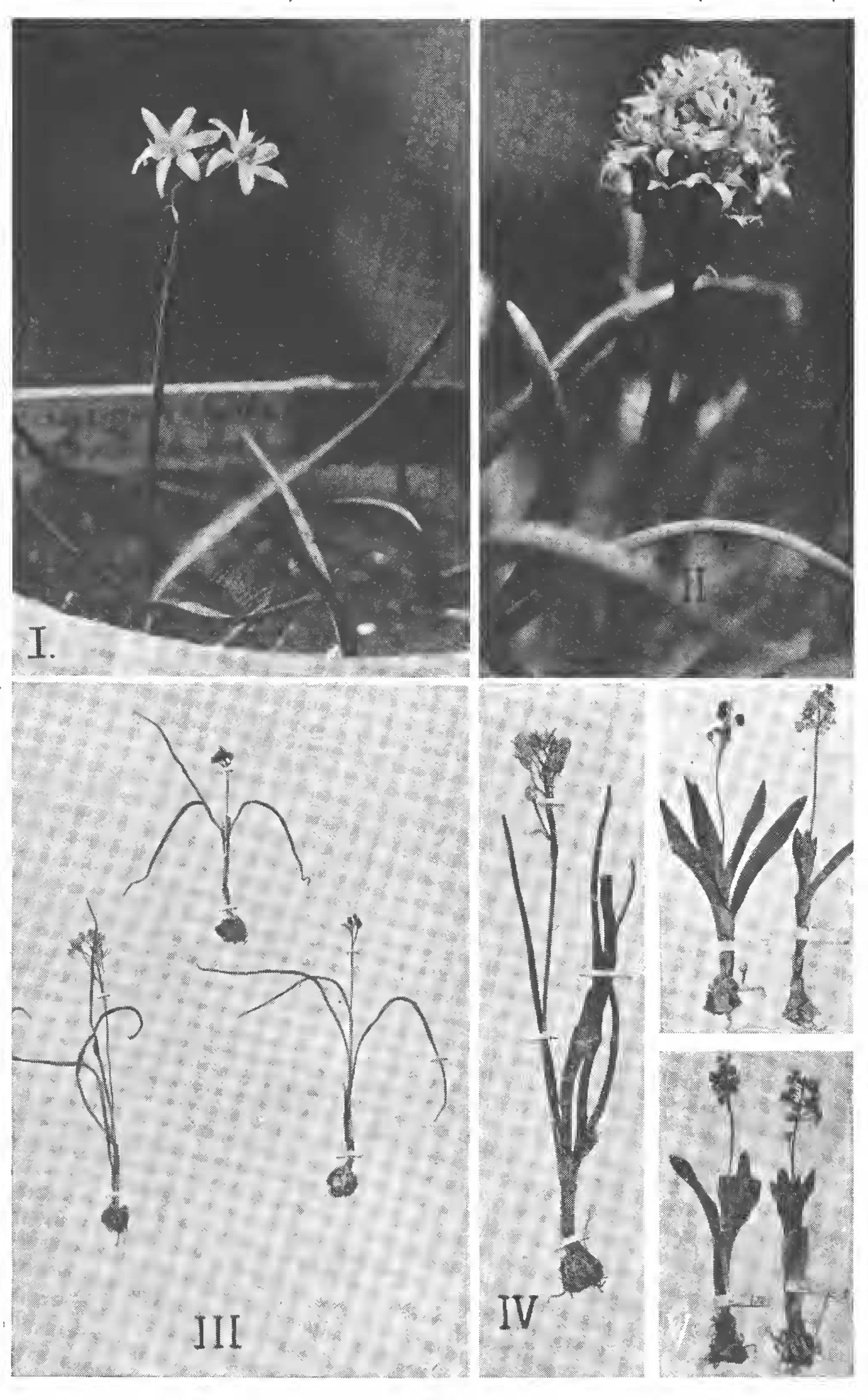


Fig. 1. — *Endymion vincentinus.*

1. Aspect de la plante entière, d'après l'exemplaire ayant fleuri au Muséum et rapporté du Cap Saint-Vincent (gr. nat.). — 2 et 3 : détail de la fleur (× 2). — 4 : un segment du périanthe, son rétrécissement en onglet et l'étamine portée un peu au-dessus de la base (× 3). — 5 : grappe fructifère sèche, d'après exemplaire rapporté du Cap Saint-Vincent (gr. nat.). — 6 : vue de la capsule ouverte (× 2). — 7 : une graine (× 3). 8 : bulbe nettoyé de ses vieilles tuniques mortes (au 10 Avril). — 9 : le même disséqué jusqu'à la première écaille sans limbe. — 10 : vue des deux dernières écailles sans limbe.

g_1, g_2 : 1re et 2e gaine; *t* : tuniques coalescentes; *h* : base de la hampe de l'année précédente; e_1, e_2, e_3 : écailles sans limbe. Cf. aussi la Planche, phot. n° I et III.

mie ces deux plantes. La confusion tient sans doute à la difficulté de voir ces espèces vivantes, même en jardins botaniques, et aussi



I. — *Endymion vincentinus* : exemplaire fleuri au Muséum (10 avril 1932) (× 5/9).
II. — *Endymion italicus* (d°) (× 4/5).
III. — *Endymion vincentinus* (H. et L.) dans l'herbier du Muséum (sub nom. *Scilla mauritanica* Schousb.) (× 1/5).
IV. — *Endymion mauritanicus* (sub nom. *Scilla m.*) dans l'herbier du Muséum (récolté par Salzman; échantillon tout à fait semblable dans l'herbier Cosson) (Tanger, Djebel Kebir) (× 2/7).
V. — *Endymion lingulatus* (sub nom. *Scilla ling.*) dans l'herbier Cosson (× 2/7).

à la diagnose tronquée et insuffisante de Kunth (7) pour l'espèce du Cap Saint-Vincent. A défaut de pouvoir me procurer vivante la plante de Tanger, je puis établir, par les comparaisons d'herbier, et la comparaison d'*E. vincentinus* avec ses exemplaires d'exsiccata,

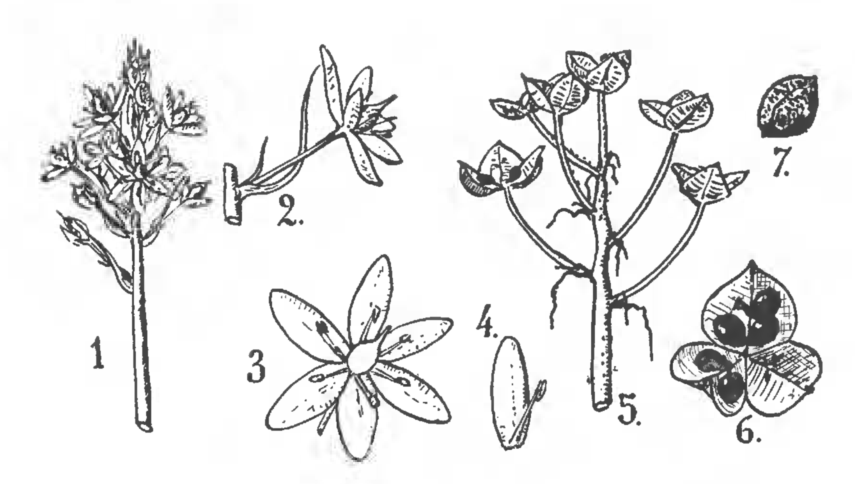


Fig. 2. — *Endymion italicus.*

1 : Port de l'inflorescence (un peu réduit). — 2 et 3 : détails de la fleur (× 2 et × 1 1/4). — 4 : un segment du périanthe et l'étamine insérée à sa base. — 5 : grappe fructifère sèche (gr. nat.). — 6 : capsule ouverte (× 2). — 7 : une graine (× 4). Cf. aussi la planche, phot. n° II.

les différences suivantes qui permettent de séparer nettement les deux espèces. (f. la planche, phot. n° IV).

E. vincentinus.	*E. mauritanicus.*
	(d'après les diagnoses et les exemplaires de Salzmann, 1825, Herb. Mus., et Herb. Cosson).
Feuilles couchées, redressées à la pointe	*Feuilles* dressées
larges au plus de 5 mm au 1/3 inférieur.	larges d'au moins 8 mm. vers la moitié de leur longueur.
Inflorescence en corymbe pauciflore raide.	*Inflorescence* en grappe de 5-10 fleurs, lâche.
Pièces du périanthe conniventes à la base, puis étalées, même un peu retroussées parfois;	*Pièces du périanthe* en cloche largement ouverte (la diagnose de Schultes (8) insiste sur ce point);
lancéolées obtuses, rétrécies en onglet.	elliptiques, sans onglet.
Pistil > étamines.	*Pistil* < étamines.
Souvent 6 *graines* par loge.	4 *graines* par loge (selon les diagnoses).

Il faut donc revenir au langage des anciens auteurs, Kunth, Schultes, etc., et avec eux distinguer les deux espèces *Endymion* (*Scilla*) *mauritanicus* (Schousb. 1800) de Tanger, et *vincentinus* (Hoffm. et Link, 1803) du Cap Saint-Vincent.

(7) *Enumeratio plantarum...*, Stuttgart, 1843, IV, p. 323-324.
(8) Jos. et Jul. Schultes..., *Systema vegeta...*, Stuttgart, 1928, p. 562-563.

Attribution générique de la « Scille » du Cap Saint-Vincent aux *Endymion*. — L'étude la plante sur le vivant permet de la réunir aux *Endymion* révisés ([9]) par des caractères biologiques et morphologiques incontestables.

La plantule a un cotylédon hypogé, mince, blanc, longuement engainant. Le bulbe est à renouvellement annuel total, formé de tuniques coalescentes, sans amidon (en avril-mai), ces tuniques sont percées à la base par les racines annuelles et simples. Le cycle foliaire annuel comprend 2 gaines minces et fugaces, la seconde plus grande, 2 ou 3 feuilles à base tuniquée et de tailles décroissantes, 2 ou 3 écailles sans limbe de tailles décroissantes. La hampe fructifère est raide et dressée. Chaque fleur est portée à l'aisselle de 2 bractées lancéolées aiguës, inégales.

Ce sont là tous les caractères du genre *Endymion* revisé, caractères qui s'opposent presque tous à ceux des *Scilla* proprement dites. Les caractères qui semblaient cependant diviser les *Endymion* en deux sections dont l'une était attribuée aux Scilles par les auteurs précédents, sont présents sous des aspects intermédiaires chez *E. vincentinus* et chez *E. mauritanicus*. Ces plantes ont en effet les étamines (6 chez la première, et 3 sur 6 chez la seconde) insérées *un peu au-dessus* de la base des segments du périanthe; ceux-ci sont quelque peu connivents à la base, ou bien en cloche très largement ouverte. Par là disparaît le fossé entre *E. italicus* à périanthe étalé en roue et à filets entièrement libres, et *E. nutans* à périanthe campanulé et à filets longuement soudés aux segments. Il ne reste comme caractère nettement distinctif des deux sections d'*Endymion* que le suivant :

Endymion revisé	section *Agraphis* (Link)	fleurs penchées à l'anthèse (*nutans campanulatus* et var.).
	section *Somera* (Salisb.)	fleurs dressées à l'anthèse (*italicus, vincentinus, mauritanicus ; lingulatus, Aristidis*, ces deux dernières un peu à part à cause de leur hampe fructifère décombante).

Affinités entre *Endymion* et les genres voisins. — L'étude d'*E. vincentinus* ayant renforcé l'unité du genre *Endymion* revisé, il devient intéressant de comparer ce genre aux groupes voisins, en s'aidant des caractères morphologiques et biologiques et de la répartition géographique. Ces considérations permettent d'exprimer des hypothèses vraisemblables sur la phylogénie de ces genres.

Endymion, jadis uni aux *Scilla*, en est distinct par tous les caractères énoncés plus haut. Cependant, un sous-genre de *Scilla* fait exception et possède quelques caractères communs avec *Endymion :*

([9]) Cf. P. Chouard, Thèse, *loc. cit.*, p. 283; et *Bull. du Mus.*, 2, II, 1930, p. 702.

bractées allongées, plantules à cotylédon hypogé; c'est le sous-genre *Petranthe* (Salisb.) ([10]). Or, quand toutes les *Scilla* sont ou sud-africaines, ou méditerranéennes, ou aralo-pontiques, seul le sous-genre *Petranthe* possède une distribution atlantique (*Scilla verna, monophyllos, odorata,* etc.) qui le rapproche également des *Endymion,* tous atlantiques comme je l'ai montré ([11]).

De plus, parmi les Scillées, le genre *Brimeura* Salisb. (ex *Hyacinthus,* pro parte) des Pyrénées à la Dalmatie,et le genre *Camassia,* isolé aux États-Unis, de l'autre côté de l'Atlantique, ont de nombreuses affinités avec les *Endymion.* Le tableau ci-après les fait brièvement ressortir :

([10]) Cf. P. CHOUARD, *Bull. du Mus., loc. cit.*, p. 705.
([11]) Cf. *C. R. somm. Soc. Biogéogr.*, 7, nº 58, 1930, p. 73.

Tableau des affinités entre les genres :

<table>
<tr><th>CAMASSIA</th><th>ENDYMION</th><th>BRIMEURA</th><th>SCILLA (PETRANTHE)</th><th>AUTRES SCILLA</th></tr>
<tr><td colspan="4">Plantule à cotylédon hypogé, blanc. ←</td><td>épigé vert.</td></tr>
<tr><td colspan="3">longuement engainant, mince</td><td>court, tubérisé →</td><td>tubérisé à la base</td></tr>
<tr><td>à graine cependant légèrement épigée.</td><td colspan="4"></td></tr>
<tr><td colspan="3">Bulbe à renouvellement annuel total (ou presque)</td><td colspan="2">Bulbe plurannuel</td></tr>
<tr><td colspan="3">Bulbe à pièces tuniquées</td><td>écailles libres →</td><td>d°</td></tr>
<tr><td></td><td colspan="2">fortement coalescentes.</td><td>(tuniques chez Sc. monophyllos). ←</td><td></td></tr>
<tr><td colspan="3">cycles foliaires commençant par des gaines fugaces</td><td colspan="2">feuilles vertes d'emblée. →</td></tr>
<tr><td colspan="4">Bractées très allongées, lancéolées aiguës. ←</td><td rowspan="2">très courtes ou nulles.</td></tr>
<tr><td>une seule plurinervée.</td><td>deux bractées, uninervées.</td><td colspan="2">une seule bractée uninervée.</td></tr>
<tr><td>Périanthe étalé en étoile,</td><td>Périanthe étalé ou campanulé</td><td>Périanthe en tube soudé</td><td colspan="2">Périanthe étalé en étoile.</td></tr>
<tr><td>segments plurinervés.</td><td colspan="4">à segments uninervés souvent caducs.</td></tr>
<tr><td>Étamines insérées presque au-dessous de la base des segments.</td><td>Étamines insérées à la base ou ± coalescentes sur les segments.</td><td>Étamines soudées au tube du périanthe.</td><td colspan="2">Étamines insérées à la base des segments.</td></tr>
</table>

Si l'on observe que *Camassia*, seul genre des Scillées en Amérique du Nord, est isolé des genres qui lui ressemblent le plus depuis la formation définitive de l'Atlantique nord, c'est-à-dire depuis à peu près tout le Néogène, on conçoit l'existence de différences assez notables à partir de la souche commune.

Brimeura évolue aussi pour son propre compte depuis le début du Miocène au moins si l'on en juge par sa dispersion actuelle singulièrement disjointe sur des fragments de l'ancienne Tyrrhénide : Pyrénées, Corse, Dalmatie ([12]).

C'est donc vraisemblablement depuis le milieu du Tertiaire au moins que la souche évidemment commune à des genres si voisins (y compris le sous-genre *Petranthe*) a commencé à se dissocier.

Le centre d'évolution du groupe *Petranthe-Brimeura-Endymion-Camassia* paraît être le domaine européen atlantique.

Les caractères distinctifs de ce groupe, par rapport aux *Scilla* proprement dites, orientales ou sud-africaines, sont en opposition complète avec l'adaptation de ces dernières aux climats extrêmes, steppiques ou désertiques. On peut noter en effet que l'évolution du groupe des genres atlantiques est caractérisé par :

1° L'accentuation des caractères infantiles du bulbe, par des pièces tuniquées (déjà marquée chez l'espèce néoténique ([13]) *Scilla monophyllos* Link). En conséquence l'évolution du bulbe devient annuelle; ainsi accélérée, elle coïncide avec une coalescence des pièces. Ces bulbes sont beaucoup plus sensibles aux grands froids ou à la sécheresse prolongée que les bulbes écailleux revêtus d'écailles mortes.

2° La spécialisation des organes appendiculaires. Elle est manifestée par la complexité des bractées, par la complication du cycle foliaire, et, jusque chez la plantule, par la spécialisation du cotylédon dans son rôle de suçoir à l'exclusion de toute fonction chlorophyllienne.

Affinités des espèces a l'intérieur du genre *Endymion*. — Les mêmes considérations appliquées aux espèces d'*Endymion* font ressortir quelques traits saillants qui éclairent leur phylogénie.

E. (ex. *Scilla*) *lingulatus* (Poir.), sa var. *ciliolatus* (Pomel), *E. Aristidis* (Coss.) sont cantonnés dans l'Afrique du Nord, du Maroc à la Tunisie. *E. lingulatus* va jusqu'au Rif sans passer en Europe. Si l'on admet comme hypothèse que ce groupe d'*Endymion* est séparé de la souche du genre depuis l'ouverture du détroit sud-rifain, on comprend qu'ayant eu la plus grande partie du Vindobonien et du Sahélien pour évoluer, isolé en Afrique du Nord, il présente d'assez nombreux caractères distinctifs. Depuis le Plaisan-

([12]) P. Chouard, *C. R. Biogéogr.*, *loc. cit.*, p. 74.
([13]) Cf. P. Chouard, *C. R. Acad. des Sc.*, 187, 1931, p. 74.

cien, la fermeture du détroit sud-rifain a permis à *E. lingulatus*, le plus commun, de gagner le Rif, mais non de franchir le détroit de Gibraltar (Cf. la Planche phot. n° V).

L'ensemble des autres *Endymion* forme un groupe qui a évolué du côté Européen depuis le même temps. Mais la fermeture du détroit Nord-bétique depuis le milieu du Vindobonien a permis à certaines de ses espèces de gagner le Rif. Puis, l'ouverture du détroit de Gibraltar en a isolé quelques-unes sur le continent africain. Depuis lors, l'une est restée confinée auprès de Tanger (*E. mauritanicus*), l'autre a gagné quelques points des montagnes du Maroc et de l'Algérie (*E. campanulatus* var. *cedretorum* (Pomel). Cette variété n'est que l'une des formes du très polymorphe *E. campanulatus* Mill. conservée pure par l'isolement.

Mais au nord des communications successives entre l'Océan et la Méditerrannée, les espèces d'*Endymion* non soumises à l'isolement ont produit des formes très nombreuses. Celles d'*E. campanulatus* (Portugal, Espagne, Italie) sont très complexes ([14]). *E. italicus*, d'habitat plus spécialisé, a maintenant une aire disjointe du Portugal à la Ligurie. C'est une de ces espèces qui ont gagné le nord de l'Italie sans doute avec le dernier essaim migrateur atlantique depuis les glaciations. *E. nutans* Dum., le plus évolué des *Endymion* par ses fleurs en cloche presque fermée et ses filets longuement coalescents avec le périanthe, est aussi le mieux adapté à la dispersion par ses graines nombreuses et assez petites et ses aptitudes écologiques très étendues. Mélangé et hybridé avec *E. campanulatus* dans la péninsule ibérique, il y est rarement distinct, tandis qu'il forme en France occidentale, auprès de Paris et en Angleterre des colonies d'une extrême homogénéité ressemblant à des lignées pures.

Seul du côté européen, *E. vincentinus* isolé au Cap Saint-Vincent comme *E. mauritanicus* est isolé auprès de Tanger, mais séparé du reste du monde par les conditions climatiques extrêmes de cette localité, est resté sans émigrer, comme un témoin de la souche originelle du genre *Endymion*.

Conclusion. — *Endymion vincentinus* est une espèce tout à fait distincte, restée isolée, par suite de conditions climatiques locales très accentuées, dans la région même où s'est différencié le genre *Endymion*. La séparation des diverses espèces du genre remonte vraisemblablement au Miocène, et le genre lui-même paraît très apparenté à d'autres genres de souche atlantique, distincts probablement depuis le milieu des temps tertiaires.

Les hypothèses exposées ici paraissent dans l'état de nos con-

([14]) Cf. J.-G. Baker, a study of Wood-Hyacinths. *The Gardner's Chronicle*, 3 At 1872, p. 1038.

naissances, les plus vraisemblables pour relier les faits épars de la systématique et de la biogéographie. Pour les rendre plus certaines, il faudrait, ce que je poursuis en ce moment, tenter des hybridations entre espèces supposées affines et rechercher d'autres preuves dans les structures nucléaires. Mais il faut, pour ces travaux, disposer des plantes vivantes. Il semble que, de plus en plus, la botanique taxinomique ne puisse plus se passer de l'aide apportée par la culture en jardins et par l'observation des plantes sur le vif.